第 36 卷 第 3 期　昆 虫 学 报　Vol. 36, No. 3
1993 年 8 月　ACTA ENTOMOLOGICA SINICA　Aug., 1993

棉红铃虫自然种群的生命统计特征*

邝幸泉　黄汉文　张国安
(华中农业大学植保系，武汉　430070)

摘要　1978—1988 年，在湖北省江汉平原棉区，用编制特定年龄生命表的方法，研究棉红铃虫 *Pectinophora gossypiella* (Saunders)，第 1 至 3 代的自然种群生命统计特征值。世代存活率 (S) 为 3.23、4.01 和 1.46；各虫态发育阶段 (X) 与相应阶段存活率的关系为：$Y_1 = 61.66e^{-0.58x}$、$Y_2 = 142.47e^{-0.73x}$、$Y_3 = 146.68e^{-0.80x}$；种群趋势指数 (I)：1.12、2.03 和 0.45；每雌蛾平均及最高产卵量：35(253)、51(235)、31(293) 粒；自然内禀增长率 (r'_m) 为 0.0390、0.0403 和 0.0026；净增殖率 (R_0)：4.39、4.43 和 2.04；周限增长率 (λ)：1.0398、1.0411 和 1.0026；世代长度 (T)：38、37 和 276 日；种群加倍时间 (t) 18、17 和 267 天。上列十个生命统计值已成为组建棉红铃虫的计算机辅助决策模型所必须的基质。第二代是全年的关键世代，各代钻蛀期的幼虫数及越冬期的幼虫数是影响下一世代或次年种群数量的关键虫态，钻蛀期幼虫的自然死亡是致死的主导因子。

关键词　棉红铃虫　自然种群　生命统计

棉红铃虫 *Pectinophora gossypiella* (Saunders) 在长江中游和汉水流域棉区严重为害棉花，每年发生三个世代，以滞育幼虫越冬，幼虫蛀食蕾铃，直接或间接引起产量和品质的下降，常年造成产值损失在 16.6—25.6%。随着栽培制度的改变，由于对其种群特征等方面的基础研究不够，提出的防治指标及措施往往缺乏科学的依据，所以控制其为害仍缺乏显著有效的综合性方法。

利用生命表的方法，研究昆虫的种群动态，自从云杉卷叶蛾自然种群生命表 (Morris, 1954) 发表以来，进展迅速。红铃虫自然种群生命表的研究，在国内外曾有过一些报道 (Gutierrez, 1975; Colwick, 1984; Sheng etc., 1985; Stone etc., 1986; 刘思义等, 1986)，但对红铃虫生命系统的种群参数，以及这些参数的上、下限，至今国内外尚未见有完整性的报道。本研究就是用生命表的方法，分析棉红铃虫自然种群动态，确定有关其种群系统化和规范化的生命统计定量指标，为建立治理红铃虫的计算机辅助决策模型，提供必要的参数。

材 料 与 方 法

1978—1988 年在湖北省江汉平原 (29°42′—30°41′N, 111°40′—115°30′E) 十个商品棉基地县及本校武昌实验农场进行，每年在一个县的棉麦两熟制棉区，选择供试验用地 0.3 公顷 (ha)，即一亩，(不包括保护行)，种植岱字棉品系，0.3 公顷植棉 3000 株，按中等栽培水平管理，控制施用农药。

(一) 特定年龄生命表

本文于 1990 年 2 月收到。
* 本文由业师姚康教授指导设计，湖北省科委重点攻关资助项目。

在棉田内跟踪观察各代卵、初孵幼虫、蛀入蕾铃后的幼虫、越冬滞育幼虫、蛹及蛾等。用发育进度和期距法，预测各虫态的发生期，系统调查各虫态的活虫数、死亡数、消亡过程及原因、雌雄性比例，计算出死亡率。各代各虫态盛发期间，采用田间观察圃和室内笼罩的方法，饲养从棉田采回的各虫态，作为寄生、捕食、自身死亡等原因的对照补充考查。

（二）存活曲线

以世代各虫态发育期为自变量（X），例如以卵期为 1，初孵幼虫期为 2……，成虫期为 5；各发育期的存活率为因变量（Y）。经 11 年资料统计分析，种群各代的存活率曲线用 $Y_i = ae^{-by}$ 指数方程拟合为最佳。

（三）关键虫态及主导致死因子的分析

首先求出每世代中，不同作用因素对各虫态的致死力 k 值（$k = \log N_j - \log N_i$，其中 N_j 和 N_i 分别为某致死因素作用前及后某虫态的个体数），然后求出世代总致死力 $K = \sum_{i=1}^{n} k_i$。

用 K 值图解法（Varley, 1960）和回归斜率 b 值分析法（Podoter, 1975）确定影响种群数量变动的关键虫态及主导因素。

（四）种群自然内禀增长力（r_m'）

用 Birch（1948）方法求得。r_m'（本文研究的是红铃虫自然种群，为区别于实验种群起见，文中用 r_m' 表示其内禀增长力）的精确值是解方程式 $\int_0^{\infty} e^{-r_m x} l_x m_x d_x = 1$，在计算机上编程序用逐步逼近法计算出。

本研究的室内、外试验，对每种虫态的观测均设置 3 个重复，各处理的总虫量，卵期 200—500 粒，其他各虫态不少于 30 头或对，试验过程中出现不足此数即随时补足。实验数据全部经 M—340 的 Analysis 及 IBM PC/AT 的 SAS 计算机统计分析软件包处理。

结 果 与 分 析

（一）自然种群生命表

用 11 年记录红铃虫 33 个不同世代的自然种群动态及不同环境因素对种群的致死力，分别按 1、2、3 代编制出其特定年龄平均生命表(表 1)

表 1 结果表明：从每虫态开始期与结束期之间的存活率差数可见，各世代的卵期阶段，其死亡率最高，分别为 64.0、35.3 和 37.0，而蛹期的死亡率最低，仅为 2.1、3.6 及 1.1；第一、二、三代各虫态由于寄生和捕食性天敌所引起的死亡率合计，分别为 11.52±1.37、13.97±1.50 和 18.13±1.83；以雌体计算，世代存活率分别为 3.23±1.07、4.01±1.83 和 1.46±1.09；各代平均每头雌蛾产卵量为 34.8、50.7、30.8 粒，最高产卵量为 253、235、293 粒；各代雌性比率为 54.6、54.8 和 53.1。

用 Morris（1963）提出的种群趋势指数模型，计算出各世代的种群趋势指数(I)，即棉田内各代平均卵量的变化趋势为，第二代比第一代增加 1.1244 倍，第三代比第二代增 2.0333 倍，次年第一代只能达到头年第三代(越冬代)的 45%。说明红铃虫属于 r 型繁殖对策类昆虫。

表 1 红铃虫各代自然种群生命表 （湖北，1978—1988 年）

发育期 x		死亡因素 d_xF	第一代		第二代		第三代		k 值编号
			作用后存活率 S	致死力 k	作用后存活率 S	致死力 k	作用后存活率 S	致死力 k	
卵		自然	58.3±10.5	0.24	84.1±10.1	0.08	74.4±11.9	0.13	k_{E1}
		风雨	44.1±11.9	0.13	71.8±11.1	0.07	68.9±13.4	0.04	k_{E2}
		捕食	40.2±7.9	0.04	67.2±12.0	0.03	65.9±13.3	0.02	k_{E3}
		寄生	38.3±8.1	0.02	65.1±11.5	0.01	63.2±13.7	0.02	k_{E4}
		其它	36.7±7.2	0.02	64.7±11.8	0.003	63.0±13.7	0.002	k_{E5}
		农事操作	36.0±8.5	0.01	—(1)	—	—	—	k_{E6}
		累计	36.0±8.5	0.45	64.7±11.8	0.20	63.0±13.7	0.22	k_E
幼虫	初孵	自然	21.6±6.9	0.23	40.7±9.8	0.21	40.1±12.3	0.21	k_{L1}
		捕食	20.4±6.8	0.03	39.3±9.7	0.12	36.1±12.1	0.05	k_{L2}
		累计	20.4±6.8	0.26	39.3±9.7	0.33	36.1±12.1	0.27	k_{1L}
	2 至 4 龄	自然	13.5±5.5	0.19	18.8±7.1	0.34	18.3±7.0	0.29	k_{L3}
		捕食	10.6±3.6	0.10	16.8±7.3	0.07	17.2±7.1	0.03	k_{L4}
		寄生	9.9±3.3	0.03	15.3±7.3	0.06	17.1±7.1	0.002	k_{L5}
		滞育	0	0	13.6±6.5	0.05	见越冬滞育		k_{L6}
		累计	9.9±3.3	0.31	13.6±6.5	0.51	17.1±7.1	0.32	k_{2L}
	越冬（滞育）	捕食	0	0	—	—	11.8±6.5	0.18	k_{L7}
		自然	0	0	—	—	6.1±3.9	0.31	k_{L8}
		寄生	0	0	—	—	5.2±3.5	0.08	k_{L9}
		累计	0	0	—	—	5.2±3.5	0.57	k_{3L}
蛹		霉烂(2)	8.9±2.9	0.04	11.2±5.3	0.08	4.2±2.9	0.09	k_{P1}
		捕食	8.4±2.5	0.03	0	0	0	0	k_{P2}
		寄生	8.1±2.6	0.02	0	0	0	0	k_{P3}
		不羽化	7.8±2.6	0.04	10.0±4.9	0.05	4.1±3.0	0.01	k_{P4}
		累计	7.8±2.6	0.13	10.0±4.9	0.12	4.1±3.0	0.10	k_P
雌蛾		自然	7.0±2.0	0.05	9.7±4.5	0.01	3.9±3.0	0.03	k_{A1}
		雄性	3.8±1.2	0.26	5.3±2.4	0.26	2.0±1.5	0.28	k_{A2}
		产卵前	3.2±1.1	0.08	4.0±1.8	0.12	1.5±1.1	0.13	k_{A3}
		不产卵	0	0	0	0	1.5±1.1	0.02	k_{A4}
		累计	3.2±1.1	0.39	4.0±1.8	0.39	1.5±1.1	0.45	k_A
致死力总计				1.54		1.55		1.92	K

注：(1) "—"表示未作记录。常年第二代幼虫有极少部分进入滞育。
(2) 由于土壤的相对湿度过大，及微生物侵害引起霉烂。

（二）存活率曲线

自然条件下红铃虫种群从卵至老熟幼虫，各代的死亡率均较高，分别达 90.14、86.42 和 82.92%。各代存活率曲线用指数方程拟合极佳(图 1)，可见归属于（Price, 1975）划分的昆虫 A 型存活率曲线。

（三）关键虫态及主导致死因子

1. 图解法分析　以每世代的各虫态及每虫态中，不同致死因子的致死力（k_i）与总致死力（K）值的曲线进行相似性比较，可见各世代的钻蛀期幼虫致死力（k_{2L}），及第三代越冬期滞育幼虫期致死力（k_{3L}）值，与其对应的总致死力（K）值曲线最为相似，说明这两种虫期是影响红铃虫种群数量变动的关键虫态。进一步分析表明，各代钻蛀期幼虫的自然致死力（k_{L3}）是影响该种群数量变动的关键虫态中的主导因子（见图 2）。第三代越冬期滞育幼虫的被捕食（k_{L7}），以及其自然致死力（k_{L8}），均与该世代的总K值曲线较近似，可视为次主导因子。

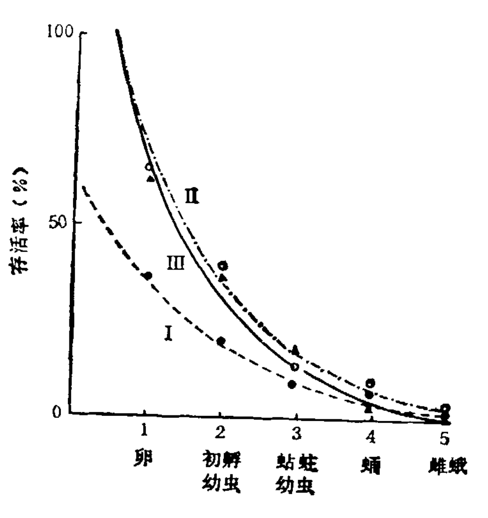


图 1　红铃虫第 1—3 代存活率曲线（1978—1988，湖北）

●---● 第一代　$Y_1 = 61.66e^{-0.5807x} \pm 4.81$　$R^2 = 0.8722$　$P < 0.001$。

○-·-·-○ 第二代　$Y_2 = 142.47e^{-0.7258x} \pm 8.31$　$R^2 = 0.8582$　$P < 0.001$。

▲——▲ 第三代　$Y_3 = 146.68e^{-0.7964x} \pm 8.64$　$R^2 = 0.8619$　$P < 0.001$。

图 2 中已将与对应总K值曲线不相似的k_i值曲线省略。图中还可看出第一代卵期的自然死亡（k_{E1}），及初孵幼虫钻蛀失败死亡（k_{L1}）的曲线波动，其与总K值曲线亦较近似，可定为影响种群数量变动的次主导因子，这与第一代卵多产在棉株的嫩叶、嫩茎、顶心及边心有关。

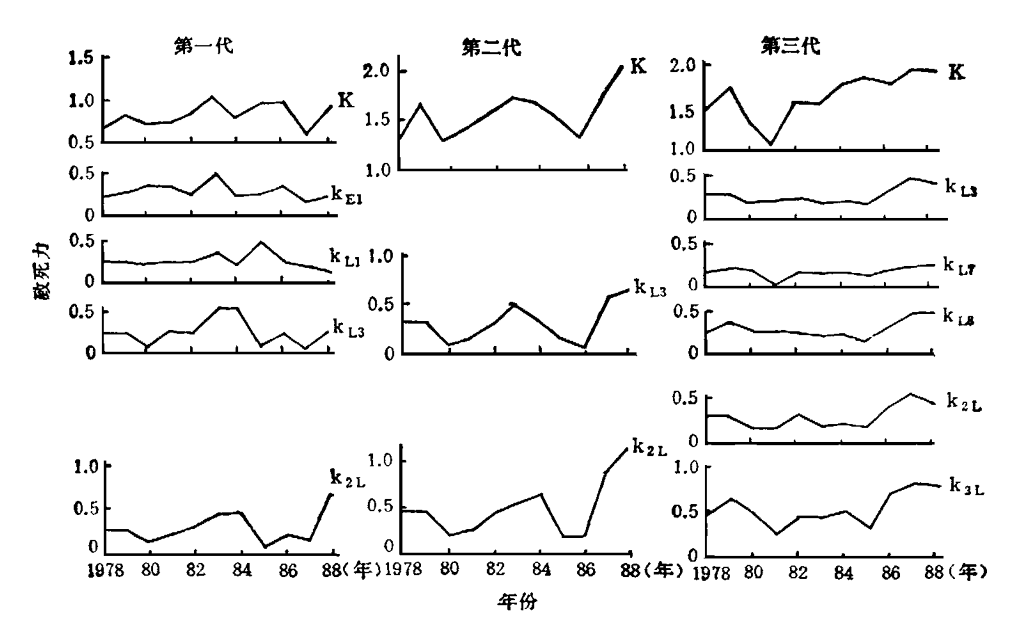


图 2　红铃虫各代关键虫态及主导致死因子的图解分析（1978—1988，湖北）

k_{L3} 示各世代钻蛀期幼虫的自然致死力。　k_{E1} 及 k_{L1} 示第一代卵期的自然致死力及初孵幼虫钻蛀失败致死力。　k_{L7} 及 k_{L8} 示第三代越冬期滞育幼虫的被捕食及自然致死力。　k_{2L} 及 k_{3L} 示各世代钻蛀期幼虫的致死力及第三代越冬滞育幼虫期的致死力。

2. 回归分析法　以各虫态的致死力 k_i 为因变量，世代总致死力 K 为自变量，进行回归分析，所得斜率 b 值(表 2) 可见：各代关键虫态和主导因子分析与上述图解法所得的结果一致，而且第一代卵期的自然死亡（k_{E1}）及初孵幼虫钻蛀失败死亡（k_{L1}）的 b 值大小分别居第二及第三位，可定为次要主导因子。 在第三代其钻蛀幼虫期的自然致死力（k_{L3}）的 b 值较越冬期滞育幼虫被捕食（k_{L7}）及自然死亡（k_{L8}）为大，所以 k_{L3} 是该世代的主导因子，而 k_{L8}、k_{L7} 为次主导因子。表 2 中还可看出，第二代钻蛀期幼虫致死力（k_{2L}）的 b 值为 1.3875，较其他世代为大，所以全年中第二代是影响种群数量变动的关键世代。

表 2　影响红铃虫种群数量变动的关键虫态及主导因子回归分析　　（湖北，1978—1988）

世代	关键虫态及主导因子	死亡力编号 $k_i = y$	回归斜率 b	截距 a	复相关系数 r^2	F 值	概率 P	剩余平方和 RSS	残差标准差 SER	赤池量* AIC
I	钻蛀期幼虫	k_{2L}	0.5436	−0.5109	0.2037	2.3017	0.1635	0.2220	0.1571	−40.9307
	钻蛀期幼虫自然死亡	k_{L3}	0.5095	−0.3816	0.2450	2.9995	0.1173	0.1447	0.1268	−45.6410
	卵期自然死亡	k_{E1}	0.3618	−0.1616	0.3825	5.5751	0.0425	0.0393	0.0661	−59.9893
	初孵幼虫期钻蛀失败死亡	k_{L1}	0.2547	−0.0512	0.1633	1.7566	0.2177	0.0618	0.0828	−55.0064
II	钻蛀期幼虫	k_{2L}	1.3875	−1.4917	0.8455	49.2583	0.0001	0.1712	0.1379	−43.7903
	钻蛀期幼虫自然死亡	k_{L3}	0.9177	−0.9864	0.8720	61.2930	0.0000	0.0602	0.0818	−55.2906
III	越冬滞育期幼虫	k_{3L}	0.4318	−0.2652	0.4526	7.4426	0.0233	0.1751	0.1395	−43.5416
	钻蛀期幼虫	k_{2L}	0.2578	−0.1716	0.3577	5.0131	0.0519	0.0926	0.1015	−50.5405
	钻蛀期幼虫自然死亡	k_{L3}	0.2083	−0.1094	0.3149	4.1359	0.0725	0.0733	0.0903	−53.1203
	越冬滞育期幼虫被螨类捕食(1)	k_{L7}	0.1832	−0.1739	0.5630	11.5966	0.0078	0.0202	0.0274	−67.2818
	越冬滞育幼虫期自然死亡	k_{L8}	0.1989	−0.0746	0.2851	3.5883	0.0907	0.0771	0.0925	−52.5730

注：*赤池量（Akaik's information criterion）为检验回归方程拟合优劣的一种指标值。
（1）主要是谷痒螨捕食。

（四）自然种群内禀增长率（r'_m）

红铃虫自然种群的内禀增长率（r'_m）除决定于其年龄结构、存活率、死亡率和雌雄性比等之外，还取决于种群的生殖能力、平均寿命和发育速率等种群统计学特征的综合作用。红铃虫各代自然内禀增长率及有关参数见表 3 。

结果表明，红铃虫第一、二、三代的自然内禀增长率（r'_m）分别为 0.0390、0.0403、0.0026，显示出其自然种群以平均每日每雌所增加雌性个体的能力。 表 3 中各代红铃虫的净增殖率（R_0）表示每经过一个世代之后，平均每个雌成虫能产生出多少个能长成的

表 3　红铃虫 1—3 代自然内禀增长率及有关参数　　（武昌，1985—1988）

代别	温度(℃)及相对湿度(%)	产卵雌蛾年龄(日) x	存活率 l_x	每雌产雌力 m_x	净增殖率 R_0	$\Sigma x l_x m_x$	世代时间(日) T	内禀增长率 r'_m	周限增长率(倍) λ	种群加倍时间(日) t
I	29.5±6.5 77.6±4.8	36—41	0.0323	135.79	4.3860	166.35	37.93	0.0390	1.0398	17.77
II	24.9±3.8 74.3±5.2	34—39	0.0401	110.45	4.4292	163.70	36.96	0.0403	1.0411	17.20
III	25.7±3.4 77.8±4.0	271—279	0.0146	139.56	2.0375	562.30	275.98	0.0026	1.0026	266.60

注：$R_0=\Sigma l_x m_x$，$T=\frac{\Sigma x l_x m_x}{\Sigma l_x m_x}$，$r'_m=\frac{\ln R_0}{T}$，$\lambda=e^{r'_m}$，$t=\frac{\ln\lambda}{r'_m}$。

雌性后代。红铃虫一年中三个世代所经历的时间长度各不相同，不能比较其世代之间的净增长率，所以还必须求出世代平均长度（T），即以亲代生殖到子代生殖的平均时间来作为量度。此处种群的自然内禀增长率（r'_m）是表示在自然条件下，红铃虫某一世代的瞬时增长率（Natural rate of increase），实质上是与在实验室“最适条件下”，所测得的实验种群内禀增长率（Intrinsic rate of increase）r_m 有区别。由 r'_m 可以求出种群的周限增长率（λ）及其自然种群的加倍时间（t）。

小 结 与 讨 论

红铃虫自然种群生命表是其种群生死一览表，经过 11 年的研究，分析归纳出 10 个系统化、规范化的生命统计定量数值，是当前应用计算机对该种害虫进行预测预报及模拟种群动态的基础。指明：影响其种群变动的关键世代、关键虫态及主导因子，对防治该种害虫具有生产实际意义，并有利于制订管理策略。

在江汉平原棉区，影响红铃虫种群变动的关键世代是第二代，但由于常年第二代种群扩散分布到各类型棉田，往往表现为百株(或铃)卵量低而被忽视。关键虫态是各世代钻入蕾铃后的幼虫，以及越冬期的滞育幼虫，而不是传统直观认为的卵及初孵幼虫期。各世代幼虫钻入蕾铃后的自然死亡是影响下一代种群数量变动的关键致死因子，即主导因子。

当前，在未发现既有优良农艺性状，又兼备高抗红铃虫的棉花品种；另外还没有高效、低毒、长效及内吸性能好的防治红铃虫的药剂的情况下，从综合治理的策略考虑，提高主导致死因子抑制种群数量的作用，是个值得重视和研究的问题。按照控制指数（IPC）的概念，增加红铃虫钻蛀期幼虫的自然死亡率 a_i 值，使种群趋势指数 I 值小于 1，即能达到使种群数量下降。

在自然选择的长期作用下，红铃虫种群经常承受逆境的选择性压力，它保留其具有强繁殖能力的多态基因型，以补偿由于不利环境条件对种群所造成的压力，在进化的途径方面，表现为典型的 r 选择的繁殖对策。红铃虫自然内禀增长率（r'_m）不单是种群繁殖能力的一个综合性指标，同时又是其种群对生态环境质量反应的一个敏感标志。用接种红铃虫幼虫侵害棉铃，考察它的种群特征及遗传特性，可作为筛选棉花抗红铃虫品种的一种生态学测定方法。

参 考 文 献

刘恩义、张士福、何本极 1986 棉红铃虫自然种群生命表研究。中国农业科学 2: 65—71。
吴子江 1983 棉铃虫自然种群生命表的初步研究。昆虫知识 20(2): 64—9。
吴坤君、李 超、李明辉 1979 棉铃虫自然种群生命表及其初步分析。昆虫知识 16(5): 225—30。
Birch, L. C. 1948 The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. Anim. Ecol.* **17**: 15—26.
Morris, R. F. & C. A. Miller 1954 The development of life tables for the spruce budworm. *Can. J. Zool.* **32**:283—301.
Noble, L. W. 1969 Fifty year of research on the pink bollworm in the United States, *USDA Agr. Handbook* 357.
Podoter, H. & D. Rogers. 1975 A new method for the identification of key factors from life-table data. *J. Anim. Ecol.* **44**: 85—144.
Price, P. W. 1975 Insect Ecology. John Wiley & Sons. pp. 132—134.
Stone, N. D. & A. P. Gulierrez 1986 Pink bollworm control in southwestern desert cotton. *Hilgadla.* **54**(9):1—24.
Valley, G.C. & G.R. Gradwell. 1960 Key factors in population stadies. *J.Anim. Ecol.* **29**:399—401.

THE DEMOGRAPHY OF PINK BOLLWORM NATURAL POPULATION

KUANG XING-QUAN HUANG HAN-WEN ZHANG GUO-AN
(*Department of Plant Protection, Central China University of Agriculture, Wuhan* 430070)

The pink bollworm *Pectinophora gossypiella* is an important pest of cotton in Central China. It breeds three generations a year and its mature larva passes over winter. The life tables of its natural population were constructed from 1978 to 1988 in Jianghan Plain and the average values of demographic constants of the first, second and third generation were determined as follows: The survival rates were 3.23 ±1.07, 4.01±1.83, and 1.46±1.09; and the exponential equations were $Y_1 = 61.66 e^{0.58x}$, $Y_2 = 142.47e^{-0.73x}$ and $Y_3=146.68e^{-0.80x}$, where x=stage of development. the type of curve appeared to fit in with type A of Price(1975), which gave over 80% self mortality from egg to the mature larva in each generation. The population trend indices were 1.12, 2.03 and 0.45. The second generation had the highest index in each year which caused eventually heavy damage to the cotton bolls and resulted in a rapid increase of population density of the third generation. The average and maximal numbers of eggs produced per female moth were 34.8/253, 50.66/235 and 30.79/293. Sex percentage of the female moths were 54.6%, 54.8% and 51.1%. The natural instananeous rate of population increase r were 0.0390, 0.0430 and 0.0026. Net replacement rate R were 4.39, 4.43 and 2.04. Mean length of a generation T were 38, 37 and 276 days. Finite rate of increase were 1.0398, 1.0411 and 1.0026 times. Population doubling time t were 18, 17 and 267 days respectively. The population fluctuation was essentially affected by the self mortality of the intrusive borers in each generation and the overwintering larvae, which could be called as the key stages of pest mortality relevant to population density.

Key words *Pectinophora gossypiella*——natural population——demography